ISSN 0554-2111 (Impreso) ISSN 2244-8888 (En línea)

Pittieria
40
2016 ENERO-DICIEMBRE
pp. 28—53

CARACTERIZACIÓN DE ELEMENTOS XILEMÁTICOS DE CONDUCCIÓN DE 40 ESPECIES DE EL DORADO-SANTA ELENA DE UAIRÉN (ESTADO BOLIVAR, VENEZUELA)

XYLEMATIC CONDUCTIVE ELEMENTS IN 40 SPECIES FROM EL DORADO-SANTA ELENA DE UAIRÉN (BOLÍVAR STATE, VENEZUELA)

por

WILLIAMS J. LEÓN H.

Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.
Departamento de Botánica y Ciencias Básicas. Laboratorio de Anatomía de Maderas. Mérida, Venezuela.
wleon@ula.ve

RECIBIDO: marzo 27 de 2015 / **ACEPTADO:** enero 20 de 2016

RESUMEN

Se presenta el estudio de los elementos de conducción xilemática en 40 especies que crecen en el tramo El Dorado-Santa Elena de Uairén (estado Bolívar, Venezuela), en zonas de vidas correspondientes a bosque húmedo tropical y húmedo premontano. Se prepararon láminas histológicas y tejido macerado de acuerdo a los procedimientos convencionales de microtecnia xilemática. Los caracteres estudiados fueron los siguientes: porosidad, platinas de perforación, tipo y tamaño de punteaduras intervasculares, frecuencia de vasos, diámetro de vasos y longitud de elementos de los vasos, presencia de traqueidas y células radiales perforadas. Se calcularon los índices de vulnerabilidad, mesomorfia y de agrupamiento de vasos. Se establecieron comparaciones con estudios previos en otras zonas de vida. En general, el sistema de conducción presenta características orientadas hacia la eficiencia. Los valores de índice de vulnerabilidad (Iv) y mesomorfía indican un comportamiento predominantemente mesomórfico. Sólo tres especies presentaron Iv < 1, lo que indica un comportamiento xeromórfico en 7,5 % de las especies estudiadas. Sin embargo es necesario indicar que el 50 % de las especies presentaron Iv < 10. La presencia de células radiales perforadas coincidió con especies con bajos valores de Iv. En comparación con estudios previos, los valores y comportamiento del Iv indican similitudes con el bosque húmedo premontano de La Mucuy, estado Mérida.
PALABRAS CLAVE: conducción xilemática, ecoanatomía, índice de vulnerabilidad, mesomorfía, xeromorfía.

ABSTRACT

A study of xylematic conductive elements of 40 species in tropical wet forest and tropical premontane wet forest from El Dorado-Santa Elena de Uairén (Bolívar state, Venezuela), is presented. Histological slides and macerated tissue were prepared according xylematic microtechnique standards. Studied features were porosity, perforation plates type, intervessel pits type and size, vessel frecuency, vessel tangential diameter, vessel elements length, tracheids (vascular or vasicentric) presence and perforated ray cells presence. Vessel grouping, vulnerability and mesomorphy indexes are calculated. Results are compared with previous reports for other life zones in Venezuela. According vulnerability (Iv) and mesomorphic (Im) indexes, species show mesomorphic character. Only three species shows a xeromorphic character with Iv < 1. Species with perforated ray cells have low values in Iv. Comparations with previous reports, according Iv, shows similarities with premontane wet forest from La Mucuy, Mérida state.
KEY WORDS: ecoanatomy, mesomorphy, vulnerability index, xeromorphy, xylem conduction.

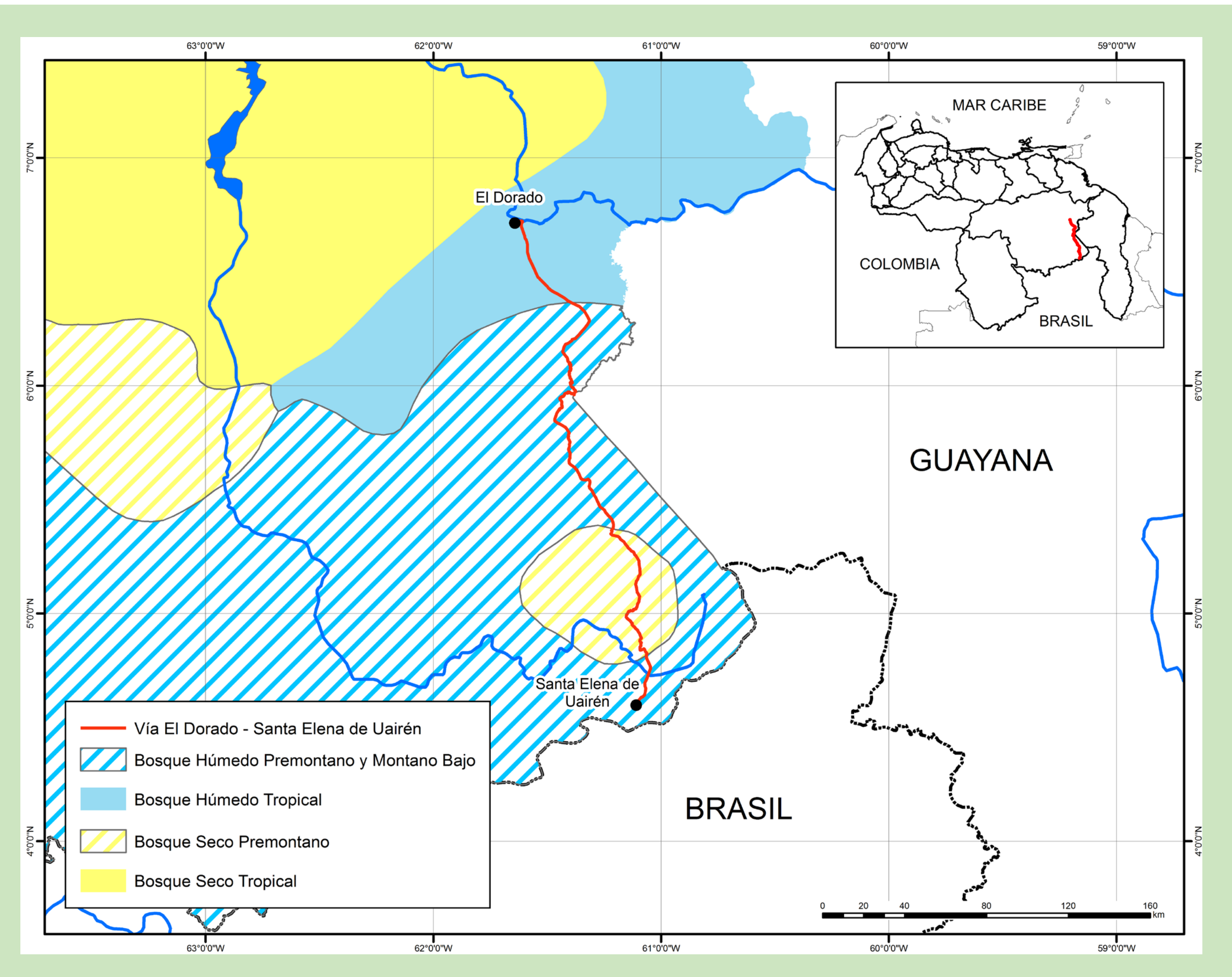
INTRODUCCIÓN

Las condiciones del medio donde crecen las plantas ejercen una influencia importante sobre el proceso de crecimiento y desarrollo de las mismas. En el caso particular de la región tropical, uno de los factores de mayor influencia es la precipitación ya que en conjunción con otros factores (características de suelo, topografía del sitio, densidad de cubierta vegetal, entre otros), determina la cantidad de humedad disponible para el crecimiento. En las plantas leñosas, el sistema de conducción presenta características que tratan de adaptarse a la cantidad de humedad disponible de manera de aprovechar al máximo lo que el medio ofrece. Los estudios ecoanatómicos tienen como objetivo conocer cómo influyen las condiciones del medio sobre la estructura anatómica del xilema secundario en especies del grupo de las angiospermas. Carlquist (1988) señala que en la relación ecología-anatomía xilemática se hace gran énfasis en los caracteres cuantitativos de los vasos, especialmente en lo relacionado con longitud de elementos de los vasos, número de barras de platinas escalariformes, diámetro, frecuencia e índice de agrupamiento de vasos. Baas *et al*. (1983), Carlquist & Hoekman (1985) y Baas & Carlquist (1985) analizan las principales tendencias de variación de caracteres de los vasos en función de condiciones ecológicas. Scholz *et al*. (2013) presentan una serie de índices hidráulicos que pueden ser utilizados para estudios de conductividad xilemática. Gran parte de los estudios ecoanatómicos realizados en los últimos 30 años se fundamentan en el uso de los índices de vulnerabilidad y mesomorfía de Carlquist (1977); especialmente lo correspondiente al primero de los índices mencionados. Algunos trabajos recientes que toman como base interpretativa los índices propuestos por Carlquist (1977) son los presentados por Medina *et al*. (2013), Montaño-Arias *et al*. (2013), Franco (2012), Longui *et al*. (2012), Moglia *et al*. (2012), Lens *et al*. (2011), Polanco & Grande (2009), Quintanar-Isaías *et al*. (2009), Yaman (2008), Reyes-Santamaría *et al*. (2002). En Venezuela, el primer trabajo en aspectos de ecoanatomía basado en los índices de Carlquist fue el presentado por Pérez (1989) en el bosque húmedo premontano de La Mucuy, estado Mérida. Posteriormente se realizaron investigaciones en zonas de vida del país correspondientes a bosque muy seco tropical (Lindorf, 1994), manglar o asociación hídrica halogéna (León, 2001), bosque seco premontano (León, 2002), bosque seco tropical (León, 2005), bosque húmedo montano (Parra, 2010), bosque húmedo tropical (León, 2013) y transición de bosque seco tropical a húmedo tropical (Gámez, 2013; León, 2014). También se tienen los estudios comparativos realizados por Lindorf (1997), Araque & Gámez (2004) y Araque & León (2006). Estos estudios, aunque han abarcado diferentes zonas de vida, se han restringido a un número reducido de localidades geográficas y básicamente se han concentrado en los estados Mérida (Pérez 1989; León 2002, Araque & Gámez 2004; Parra 2010), Barinas (León, 2005, 2013, 2014; Araque & León, 2006; Gámez, 2013) y Distrito Capital (Lindorf, 1994). En la región sur del Orinoco (estados Amazonas y Bolívar) no se ha realizado ninguna investigación desde el punto de vista ecoanatómico y el objetivo del presente estudio es conocer las características de los elementos de conducción xilemática en una

zona del estado Bolívar (Venezuela) correspondiente a transición de bosque húmedo tropical a bosque húmedo premontano.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio fue colectado en la vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, del estado Bolívar. Corresponde a la zona de vida de Bosque Húmedo Tropical y Bosque Húmedo Premontano *[FIGURA 1]* de acuerdo a la clasificación presentada por Ewell *et al.* (1976) basándose en el sistema propuesto por Holdridge. El clima es típicamente pluvial con una precipitación de 2500-3200 mm/año y una temperatura promedio anual de 25-27 °C en la zona de El Dorado (Veillon, 1985), mientras que en la zona de Santa Elena de Uairén, la precipitación varía entre 1168 y 2278 mm/año, con una humedad relativa promedio de 82 % (Veillon, 1989). De acuerdo a lo presen-



[FIGURA 1] Ubicación geográfica y zona de vida del área de estudio.

tado por Rodríguez *et al*. (2010), en la zona de estudio se encuentran formaciones vegetales de bosque siempre verde, sabanas abiertas y sabanas arbustivas o arboladas. El material colectado *[CUADRO 1]* corresponde a individuos con diferentes grados de desarrollo y pertenecientes a 40 especies de 22 familias según el sistema APG (2003) y forman parte de la colección permanente de la Xiloteca MERw. De cada muestra se extrajeron cubos de aproximadamente 1,5 cm^3 los cuales fueron sometidos a un proceso de ablandamiento en agua hirviendo durante 4-72 h en función del grado de dureza de la madera. Se hicieron cortes con un micrótomo de deslizamiento para obtener secciones transversales, tangenciales y radiales de 20-25 µm de espesor. Las secciones se sometieron a un proceso de tinción con safranina (2 h), deshidratación mediante baños sucesivos de alcohol al 50 % (10 min), 70 % (10 min), 75 % (10 min) y 95 % (1 h), para luego hacer el respectivo aclaramiento en una

CUADRO 1. Especies estudiadas, número de muestra de madera (Xiloteca MERw) y muestra botánica (Herbario MER; número de colección de Luis Marcano Berti, Luis Pinto e Ismael Peña).

FAMILIA	ESPECIE	MUESTRA XILOTECA	MUESTRA BOTÁNICA
Annonaceae	*Duguetia decurrens* R. E. Fr.	X5252	33304 (111-981)
Calophyllaceae	*Mahurea exstipulata* Benth.	X5216	33204 (25-981)
Caryocaraceae	*Caryocar gracile* Wittm.	X5242	81-981
Clusiaceae	*Clusia* sp.	X5209 X5210 X5220	14-981 15-981 32-981
Euphroniaceae	*Euphronia guianensis* (R.H. Schomb.) Hallier f.	X5259 X5260	33249 (125-981) 33266 (126-981)
Fabaceae (Caesalpinioideae)	*Tachigali* sp.	X5199	33289 (3-981)
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema jupunba* (Willd.) Britton & Killip	X5218	33270 (30-981)
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema commutata* Barneby & J.W. Grimes	X5214	23-981
Goupiaceae	*Goupia glabra* Aubl.	X5208	33250 (13-981)
Humiriaceae	*Humiria balsamifera* var. *floribunda* (Mart.) Cuatrec.	X5264	33758 (134-981)
Hypericaceae	*Vismia macrophylla* Kunth *Vismia* sp.	X5203 X5206 X5228 X5267	33259 (8-981) 33256 (11-981) 33276 (42-981) 33753 (139-981)
Icacinaceae	*Emmotum conjunctum* R.A. Howard	X5266	33755 (137-981)
Lauraceae	*Ocotea guianensis* Aubl.	X5250	33318 (105-981)
Malpighiaceae	*Blepharandra hypoleuca* (Benth.) Griseb.	X5254	33244 (119-981)
Malpighiaceae	*Byrsonima chalcophylla* Nied.	X5246	33223 (86-981)
Malpighiaceae	*Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth	X5263	33760 (132-981)
Malpighiaceae	*Byrsonima stipulacea* A. Juss.	X5204 X5225	33258 (9-981) 33280 (37-981)
Malvaceae	*Apeiba aspera* Aubl.	X5224	33241 (36-981)

mezcla alcohol-xilol (1:1; 15 min) y xilol (2 h). Finalmente se procedió al montaje de muestras y su rotulado. Se preparó tejido macerado mediante la inmersión de astillas en una solución de peróxido de hidrógeno y ácido acético glacial (1:1), llevadas a estufa (12 h, 60 °C) y posteriormente proceder a la individualización de elementos celulares mediante fricción mecánica, realizar su correspondiente tinción con safranina (30 min) y el montaje final. Se determinaron las siguientes características, de acuerdo a lo estipulado por IAWA Committee (1989), relacionadas con los elementos de conducción: tipo de porosidad, platinas de perforación, tipo y tamaño de punteaduras intervasculares, frecuencia de vasos, diámetro de vasos y longitud de elementos de los vasos, presencia y tipo de traqueidas (vasculares, vasicéntricas) y presencia de células radiales perforadas. Se calcularon los índices de vulnerabilidad (Iv), mesomorfia (Im) y de agrupamiento de vasos (Ivg) propuestos por Carlquist mediante las siguientes fórmulas:

FAMILIA	ESPECIE	MUESTRA XILOTECA	MUESTRA BOTÁNICA
Malvaceae	*Pachira minor* (Sims) Hemsl.	X5239	33293 (76-981)
Melastomataceae	*Henriettea ramiflora* (Sw.) DC.	X5221	33262 (33-981)
Melastomataceae	*Miconia mirabilis* (Aubl.) L. O. Williams	X5200 X5201 X5211	33283 (4-981) 33253 (5-981) 33237 (17-981)
Melastomataceae	*Miconia superba* Ule	X5222	33243 (34-981)
Moraceae	*Ficus americana* Aubl.	X5223	33242 (35-981)
Piperaceae	*Piper hispidum* Sw.	X5236	33290 (62-981)
Piperaceae	*Piper obliquum* Ruiz & Pav.	X5226 X5235	33300 (40-981) 33230 (54-981)
Rosaceae	*Prunus wurdackii* C. L. Li *Prunus* sp.	X5232 X5238	33314 (49-981) 33297 (67-981)
Rubiaceae	*Calycophyllum venezuelense* Steyerm.	X5217	33267 (27-981)
Rubiaceae	*Cosmibuena grandiflora* (Ruiz & Pav.) Rusby	X5219 X5237	33272 (31-981) 33288 (65-981)
Rubiaceae	*Isertia hypoleuca* Benth.	X5198	33285 (2-981)
Rubiaceae	*Ladenbergia lambertiana* (A. Braun ex Mart.) Klotzsch	X5258	33218 (124-981)
Rubiaceae	*Psychotria berteriana* DC.	X5234	33311 (52-981)
Rubiaceae	*Remijia densiflora* Benth.	X5257	33250 (123-981)
Salicaceae	*Banara arguta* Briq.	X5202	33252 (6-981)
Simaroubaceae	*Simarouba amara* Aubl.	X5261	33765 (127-981)
Urticaceae	*Cecropia angulata* I. W. Bailey	X5268	33771 (144-981)
Urticaceae	*Coussapoa asperifolia* Trécul	X5212 X5215	33236 (18-981) 33291 (24-981)
Vochysiaceae	*Qualea schomburgkiana* Warm.	X5240 X5256	33231 (79-981) 33263 (122-981)
Vochysiaceae	*Vochysia* sp.	X5251	107-981

Iv = Diámetro promedio de vasos/Frecuencia promedio de vasos
Im = Iv * Longitud promedio de elementos de los vasos
Ivg = Cantidad total de vasos / Número de grupos de vasos

En la determinación de la frecuencia de vasos por mm^2 y el Ivg, se hicieron conteos en cinco áreas diferentes de la sección estudiada por cada individuo. Los valores correspondientes a diámetro de vasos, diámetro de punteaduras, longitud de elementos de los vasos e índice de agrupamiento de vasos fueron sometidos a pruebas de análisis de varianza y diferencia de medias (Tukey, α = 0,05) para conocer si existen diferencias significativas entre las especies estudiadas.

RESULTADOS

En los *[CUADROS 2, 3, 4, 5]* se presentan las características de los elementos de conducción xilemática para cada una de las especies estudiadas.

CUADRO 2. Tipo de porosidad, placa de perforación, tipo de punteadura, presencia de traqueidas y células radiales perforadas en las especies estudiadas.

FAMILIA	ESPECIE	POROSIDAD	PLACA DE PERFORACIÓN	PUNTEADURAS	TRAQUEIDAS	CÉL. RAD. PERF.
Annonaceae	*Duguetia decurrens*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Calophyllaceae	*Mahurea exstipulata*	Difusa	Simples	Opuestas	Ausentes	Ausentes
Caryocaraceae	*Caryocar gracile*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Clusiaceae	*Clusia* spp.	Difusa	Simples Escalariformes con más de 10 barras	Escalariformes Escalariformes	Ausentes	Ausentes
Euphroniaceae	*Euphronia guianensis*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Fabaceae Caesalpinioideae	*Tachigali* sp.	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Fabaceae Mimosoideae	*Abarema jupunba*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Fabaceae Mimosoideae	*Abarema commutata*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Goupiaceae	*Goupia glabra*	Difusa	Escalariformes, 2-7 barras	Alternas	Vasicéntricas	Ausentes
Humiriaceae	*Humiria balsamifera* var. *floribunda*	Difusa	Escalariformes con más de 10 barras	Alternas	Vasicéntricas	Ausentes
Hypericaceae	*Vismia macrophylla*	Difusa	Simples	Alternas	Vasicéntricas	Ausentes
Hypericaceae	*Vismia* spp.	Difusa	Simples	Alternas	Vasicéntricas	Ausentes
Icacinaceae	*Emmotum conjunctum*	Difusa	Escalariformes con menos de 10 barras	Alternas	Ausentes	Ausentes
Lauraceae	*Ocotea guianensis*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Malpighiaceae	*Blepharandra hypoleuca*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Presentes
Malpighiaceae	*Byrsonima chalcophylla*	Difusa	Simples, ocas. foraminadas	Alternas	Ausentes	Presentes
Malpighiaceae	*Byrsonima crassifolia*	Difusa	Simples, ocas. foraminadas	Alternas	Ausentes	Ausentes
Malpighiaceae	*Byrsonima stipulacea*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes

a) ***Porosidad:*** el 100 % de las especies estudiadas presentaron el tipo común de porosidad en especies tropicales: difusa [CUADRO 2].

b) ***Placas de perforación [FIGURA 2]:*** en 32 especies (80 % del total estudiado) se presentaron placas de perforación exclusivamente simples; 3 especies (*Goupia glabra*, *Humiria balsamifera* var. *floribunda*, *Emmotum conjunctum*; 7,5 % del total estudiado) desarrollaron platinas exclusivamente múltiples de tipo escalariformes y 5 especies (12,5 %) mostraron una combinación entre placas de perforación simples y múltiples [CUADRO 2], pudiendo ser estas últimas escalariformes o foraminadas, y con predominio de las simples.

c) ***Punteaduras intervasculares [FIGURA 3]:*** el 92,5 % de las especies presentaron punteaduras alternas. La presencia de punteaduras escalariformes se observó en *Clusia* spp. y *Piper obliqum*; mientras que las opuestas sólo se presentaron en *Mahurea exstipulata* [CUADRO 2].

FAMILIA	ESPECIE	POROSIDAD	PLACA DE PERFORACIÓN	PUNTEADURAS	TRAQUEIDAS	CÉL. RAD. PERF.
Malvaceae	*Apeiba aspera*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Malvaceae	*Pachira minor*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Melastomataceae	*Henriettea ramiflora*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Melastomataceae	*Miconia mirabilis*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Melastomataceae	*Miconia superba*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Moraceae	*Ficus americana*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Piperaceae	*Piper hispidum*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Piperaceae	*Piper obliquum*	Difusa	Simples	Escalariformes	Ausentes	Ausentes
Rosaceae	*Prunus wurdackii*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Rosaceae	*Prunus* sp.	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Rubiaceae	*Calycophyllum venezuelense*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Presentes
Rubiaceae	*Cosmibuena grandiflora*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Presentes
Rubiaceae	*Isertia hypoleuca*	Difusa	Simples	Alternas	Vasicéntricas	Ausentes
Rubiaceae	*Ladenbergia lambertiana*	Difusa	Simples	Alternas	Vasicéntricas	Presentes
Rubiaceae	*Psychotria berteriana*	Difusa	Simples, ocas. múltiples	Alternas	Ausentes	Presentes
Rubiaceae	*Remijia densiflora*	Difusa	Simples, escalariformesde 1-5 (-8) barras	Alternas	Ausentes	Ausentes
Salicaceae	*Banara arguta*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Simaroubaceae	*Simarouba amara*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Urticaceae	*Cecropia angulata*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Urticaceae	*Coussapoa asperifolia*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Vochysiaceae	*Qualea schomburgkiana*	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes
Vochysiaceae	*Vochysia* sp.	Difusa	Simples	Alternas	Ausentes	Ausentes

CUADRO 3. Frecuencia de vasos, diámetro de vasos y diámetro de punteaduras en las especies estudiadas (mínimo, promedio, desviación, máximo, número de mediciones, coeficiente de variación).

FAMILIA	ESPECIE	POROS/ mm^2	DIÁMETRO DE VASOS (µm)	PUNTEADURAS (µm)
Annonaceae	*Duguetia decurrens*	29	(50-) 65,4^{a,b,c,d} ± 10,095 (-90) n = 25; CV = 15,44 %	(2,5-) 2,5^{a} ± 0,0 (-2,5) n = 10; CV = 0,0 %
Calophyllaceae	*Mahurea exstipulata*	46	(65-) 91,2^{e,f,g,h,i} ± 14,597 (-125) n = 25; CV = 16,00 %	(7,5) 8,5^{l,m,n} ± 0,986 (-10) n = 10; CV = 11,6 %
Caryocaraceae	*Caryocar gracile*	60	(40-) 50,2^{a} ± 7,566 (-60) n = 25; CV = 15,07 %	(5-) 5,5^{g,h,i} ± 0,874 (-7,5) n = 10; CV = 15,89 %
Clusiaceae	*Clusia* spp.	5-11 (8)	(80-) 118,4^{k,l,m,n} ± 16,402 (-155) n = 75; CV = 13,85 %	---
Euphroniaceae	*Euphronia guianensis*	10-13 (11,5)	(65-) 97,1^{f,g,h,i,j} ± 12,041 (-120) n = 50; CV = 14,4 %	(2,5-) 3,375^{a,b,c,d,e} ± 0,588 (-3,75) n = 20; CV = 17,42 %
Fabaceae (Caesalpinioideae)	*Tachigali* sp.	8	(105-) 149,2^{p,q} ± 24,566 (-200) N = 25; CV = 16,46 %	(5-) 5,875^{h,i,j} ± 1,029 (-7,5) n = 10; CV = 17,51 %
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema jupunba*	4	(150-) 189,2^{r} ±27,336 (-255) n = 25; CV = 14,448 %	(3,75-) 4,375^{c,d,e,f,g} ± 0,659 (-5) n = 10; CV = 15,06 %
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema commutata*	5	(110-) 145,6^{o,p,q} ± 23,333 (-190) n = 25; CV = 16,02 %	(3,75-) 4,875^{f,g,h} ± 0,395 (-5) n = 10; CV = 8,1 %
Goupiaceae	*Goupia glabra*	7	(110-) 133,6^{n,o,p} ± 13,348 (-150) n = 25; CV = 9,99 %	(3,75-) 3,958^{b,c,d,e,f} ± 0,51 (-5) n = 6; CV = 12,88 %
Humiriaceae	*Humiria balsamifera* var. *floribunda*	27	(60-) 75,6^{c,d,e} ± 9,5 (-95) n = 25; CV = 12,57 %	(2,5-) 3,25^{a,b,c,d} ± 0,645 (-3,75) n = 10; CV = 19,85 %
Hypericaceae	*Vismia macrophylla*	6	(135-) 154,4^{q} ± 15,16 (-185) n = 25; CV = 9,82 %	(3,75-) 4,107^{b,c,d,e,f} ± 0,61 (-5) n = 7; CV = 14,85 %
Hypericaceae	*Vismia* spp.	9-11 (10)	(60-) 110,73^{i,j,k,l} ± 21,064 (-165) n = 75; CV = 19,02 %	(3,75-) 5^{f,g,h} ± 0,702 (-6,25) n = 20; CV = 14,04 %
Icacinaceae	*Emmotum conjunctum*	24	(70-) 86,6^{e,f,g} ± 10,178 (-105) n = 25; CV = 11,75 %	(5-) 5,417^{g,h} ± 0,645 (-6,25) n = 6; CV = 11,91 %
Lauraceae	*Ocotea guianensis*	9	(110-) 140,8^{o,p,q} ± 15,047 (-170) n = 25; CV = 10,94 %	(12,5-) 13,25^{r} ±0,645 (13,75) n = 10; CV = 4,87 %
Malpighiaceae	*Blepharandra hypoleuca*	76	(45-) 58^{a,b,c} ± 7,638 (-75) n = 25; CV = 13,17 %	(3,75-) 4,5^{d,e,f,g} ± 0,645 (-5) n = 10; CV = 14,33 %
Malpighiaceae	*Byrsonima chalcophylla*	38	(60-) 87,6^{e,f,g} ± 11,376 (-115) n = 25; CV = 12,99 %	(3,75-) 4,5^{d,e,f,g} ± 0,645 (-5) n = 10; CV = 14,33 %
Malpighiaceae	*Byrsonima crassifolia*	18	(60-) 78,6^{d,e,f} ± 12,035 (-110) n = 25; CV = 15,31 %	(3,75-) 4,625^{e,f,g,h} ± 0,604 (-5) n = 10; CV = 13,06 %
Malpighiaceae	*Byrsonima stipulacea*	14-19 (16,5)	(95-) 134,1^{n,o,p} ± 23,467 (-185) n = 50; CV = 17,5 %	(7,5-) 7,895^{k,l} ± 0,728 (-10) n = 19; CV = 9,22 %
Malvaceae	*Apeiba aspera*	5	(85-) 130,8^{m,n,o,p} ± 23,215 (-180) n = 25; CV = 17,75 %	(3,75-) 4,25^{b,c,d,e,f,g} ± 0,645 (-5) n = 10; CV = 15,18 %
Malvaceae	*Pachira minor*	15	(80-) 100,4^{g,h,i,j,k} ± 15,54 (-140) n = 25; CV = 15,48 %	(7,5-) 8,625^{l,m,n} ± 0,922 (-10) n = 10; CV = 10,69 %
Melastomataceae	*Henriettea ramiflora*	26	(55-) 65,6^{a,b,c,d} ± 6,97 (-80) n = 25; CV = 10,625 %	(3,75-) 3,75^{a,b,c,d,e,f} ± 0,0 (-3,75) n = 10; CV = 0,0 %

FAMILIA	ESPECIE	POROS/ mm^2	DIÁMETRO DE VASOS (µm)	PUNTEADURAS (µm)
Melastomataceae	*Miconia mirabilis*	12-23 (17,5)	(75-) 110,47^{h,i,j,k,l} ± 19,333 (-165) n = 75; CV = 17,5 %	(6,25-) 8,375^{l,m} ± 0,878 (-10) n = 10; CV = 10,48 %
Melastomataceae	*Miconia superba*	11	(90-) 118,4^{k,l,m,n} ± 16,248 (-145) n =25; CV = 13,72 %	(8,75-) 9,75^{n,o,p} ± 0,791 (-11,25) n = 10; CV = 8,11 %
Moraceae	*Ficus americana*	5	(110-) 135,2^{n,o,p,q} ± 13,266 (-165) n = 25; CV = 9,81 %	(8,75-) 10,25^{o,p} ± 0,986 (-11,25) n = 10; CV = 9,62 %
Piperaceae	*Piper hispidum*	6	(85-) 111,2^{j,k,l,m} ± 13,865 (-140) n = 25; CV = 12,47 %	(5-) 5^{f,g,h} ± 0,0 (-5) n = 10; CV = 0,0 %
Piperaceae	*Piper obliquum*	11-28 (19,5)	(50-) 72,4^{b,c,d,e} ± 12,545 (-105) n = 50; CV = 17,33 %	---
Rosaceae	*Prunus wurdackii*	16	(70-) 83,4^{d,e,f,g} ± 7,461 (-95) n = 25; CV = 8,95 %	(2,5-) 3,75^{a,b,c,d,e,f} ± 0,589 (-5) n = 10; CV = 15,71 %
Rosaceae	*Prunus* sp.	24	(75-) 90,8^{e,f,g,h} ± 9,967 (-115) n = 25; CV = 10,98 %	(2,5-) 3,125^{a,b,c} ± 0,659 (-3,75) n = 10; CV = 21,09 %
Rubiaceae	*Calycophyllum venezuelense*	38	(55-) 87,8^{e,f,g} ± 15,144 (-120) n = 25; CV = 17,25 %	(3,75-) 4^{b,c,d,e,f} ± 0,527 (-5) n = 10; CV = 13,17 %
Rubiaceae	*Cosmibuena grandiflora*	11-17 (14)	(55-) 84,5^{d,e,f,g} ± 16,941 (-120) n = 50; CV = 20,05 %	(2,5-) 3,062^{a,b} ± 0,638 (-3,75) n = 20; CV = 20,84 %
Rubiaceae	*Isertia hypoleuca*	26	(70-) 89^{e,f,g} ± 12,583 (-120) n = 25; CV = 14,14 %	(2,5-) 3,25^{a,b,c,d} ± 0,645 (-3,75) n = 10; CV = 19,85 %
Rubiaceae	*Ladenbergia lambertiana*	19	(65-) 87^{e,f,g} ± 9,465 (-105) n = 25; CV = 10,88 %	(3,75-) 4,5^{d,e,f,g} ± 0,645 (-5) n = 10; CV = 14,33 %
Rubiaceae	*Psychotria berteriana*	33	(40-) 54,6$^{a.b}$ ± 9,345 (-75) n = 25; CV = 17,11 %	(2,5-) 3,5^{a,b,c,d,e} ± 0,527 (-3,75) n = 10; CV = 15,06 %
Rubiaceae	*Remijia densiflora*	59	(45-) 58^{a,b,c} ± 10,704 (-80) n = 25; CV = 18,45 %	(2,5-) 3,375^{a,b,c,d,e} ± 0,604 (-3,75) n = 10; CV = 17,9 %
Salicaceae	*Banara arguta*	64	(75-) 88,6^{e,f,g} ± 10,36 (-110) n = 25; CV = 11,69 %	(3,75-) 4,5^{d,e,f,g} ± 0,874 (-6,25) n = 10; CV = 19,42 %
Simaroubaceae	*Simarouba amara*	7	(95-) 128,4^{l,m,n,o} ± 19,985 (-160) n = 25; CV = 15,56 %	(5-) 6,75^{i,j,k} ± 0,874 (-7,5) n = 10; CV = 12,95 %
Urticaceae	*Cecropia angulata*	3	(105-) 201,8^{r} ± 39,945 (-320) n = 25; CV = 19,79 %	(10-) 11^{p,q} ± 0,791 (-12,5) n = 10; CV = 7,19 %
Urticaceae	*Coussapoa asperifolia*	3-12 (7,5)	(120-) 192,7^{r} ± 40,911 (-280) n = 50; CV = 21,23 %	(10-) 12,187^{q,r} ± 1,063 (-15) n = 20; CV = 8,72 %
Vochysiaceae	*Qualea schomburgkiana*	11	(135-) 192,6^{r} ± 30,758 (-255) n = 25; CV = 15,97 %	(5-) 7^{j,k} ± 0,874 (-7,5) n = 10; CV = 12,49 %
Vochysiaceae	*Vochysia* sp.	3	(160-) 208,6^{r} ± 29,914 (-260) n = 25; CV = 14,34 %	(8,75-) 9,167^{m,n,o} ± 0,645 (-10) n = 6; CV = 7,04 %

NOTA: letras diferentes en el promedio (diámetro de vasos, diámetro de punteaduras) representan grupos estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey (α= 0,05).

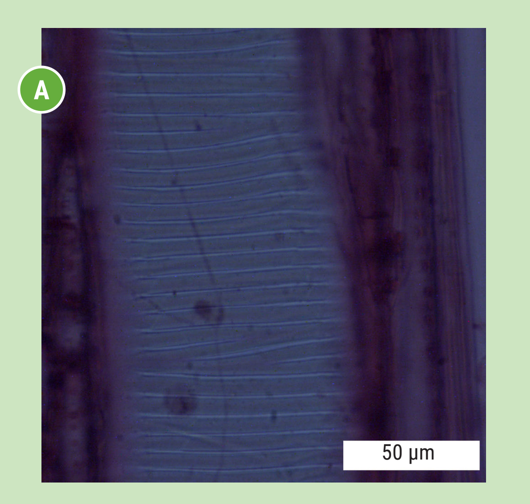


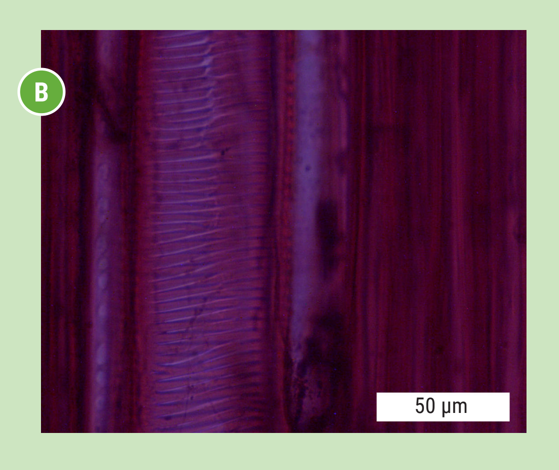
[FIGURA 2] Placas de perforación simples y foraminadas en: **[A]** *Byrsonima chalcophylla* (Barra = 100 µm). Placas de perforación escalariformes en: **[B]** *Goupia glabra* (Barra = 100 µm). **[C]** *Remijia densiflora* (Barra = 50 µm). Placas de perforación simples y escalariforme con una barra en: **[D]** *Psychotria berteriana.* (Barra = 50 µm).

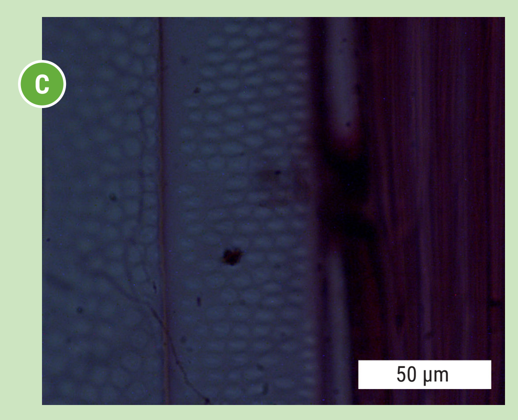
d) ***Traqueidas [FIGURA 4]:*** seis especies (15 % del material estudiado) presentaron traqueidas de tipo vasicéntricas *[CUADRO 2]*. Taxonómicamente, la presencia de traqueidas se restringió a cuatro familias: Clusiaceae, Goupiaceae, Hypericaceae y Rubiaceae.

e) ***Células radiales perforadas [FIGURA 5]:*** sólo se presentaron en seis especies (15 % del total estudiado) pertenecientes a las familias Malpighiaceae y Rubiaceae *[CUADRO 2]*.

f) ***Frecuencia de vasos:*** la cantidad de vasos por mm^2 mostró valores que oscilaron desde un mínimo de 3 vasos/mm^2 (*Cecropia angulata*, *Vochysia* sp.) hasta un máximo de 76 vasos/mm^2 (*Blephandra hypoleuca*) *[CUADRO 3]*. Taxonómicamente, las mayores frecuencias de vasos

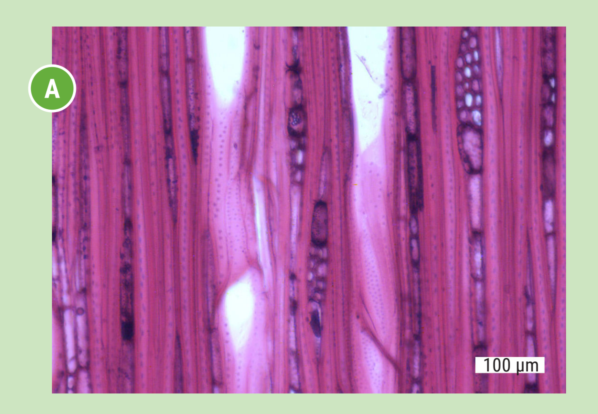


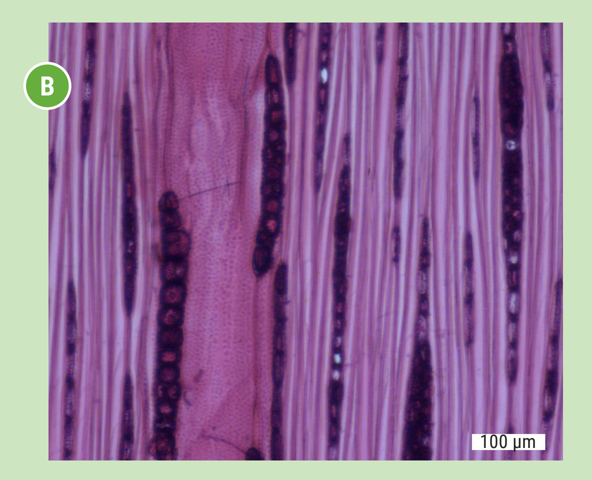


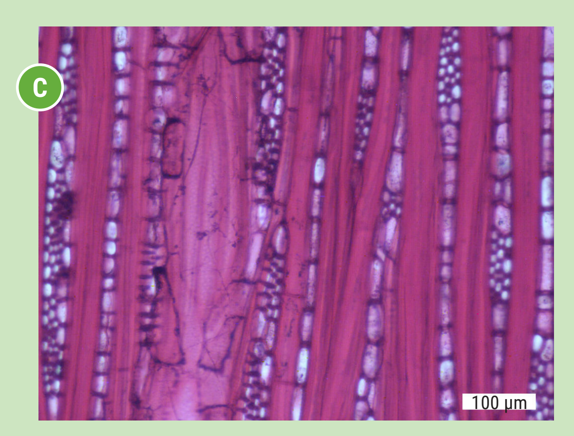


[FIGURA 3] Punteaduras intervasculares escalariformes en: **[A]** *Clusia* sp., **[B]** *Piper obliquum*. Punteaduras intervasculares opuestas en *Mahurea exstipulata.* (Barra = 50 µm).

(categoría IV de IAWA Committe, 1989) corresponden a representantes de las familias Calophyllaceae, Caryocaraceae, Malpighiaceae, Rubiaceae y Salicaceae. Tanto en Rubiaceae como en Malpighiaceae se encontró una amplia variación en este caracter, incluyendo representantes en diferentes categorías de acuerdo a lo estipulado por IAWA Committee (1989): la Rubiaceae tuvo representantes en las categorías II (5-20 vasos/mm^2; *Cosmibuena grandiflora* y *Landenbergia lambertiana*), III (20-40 vasos/mm^2; *Calycophyllum candidissimum, Isertia hypoleuca* y *Psychotria berteriana*) y IV (40-100 vasos/mm^2; *Remijia densiflora*). En el caso de Malpighiaceae, también se encontraron representantes en las categorías II





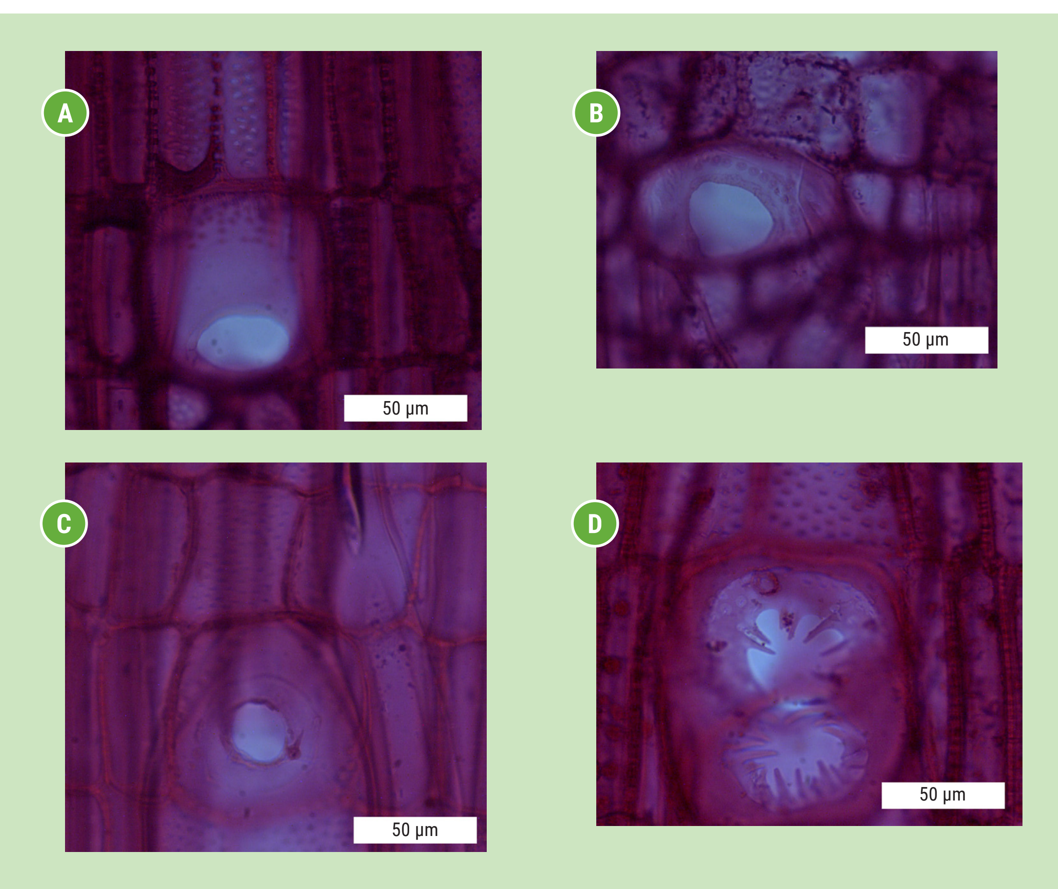


[FIGURA 4] Traqueidas vasicéntricas en: **[A]** *Landenbergia lambertiana*, **[B]** *Vismia macrophylla*, **[C]** *Goupia glabra*. (Barra = 100 µm).

(*Byrsonima crassifolia*, *B. stipulacea*), III (*B. chalcophylla*) y IV (*Blephandra hypoleuca*). Por otra parte, las menores frecuencias (Categoría I, < 5 vasos/mm^2) se observaron en la Fabaceae (Mimosoideae), Urticaceae y Vochysiaceae. Con base a los valores promedio de frecuencia de vasos, el 7,5 % de las especies se ubicó en la categoría I de IAWA Committe (1989), 57,5 % en la categoría II, 22,5 % en la III y 12,5 % en la IV. No se presentó ningún caso de individuos cuyos valores representaran la categoría V (> 100 vasos/mm^2).

g) ***Diámetro de vasos:*** el promedio mínimo correspondió a *Caryocar gracile* (50,2 µm) mientras que el máximo lo presentó *Vochysia* sp. (208,6 µm) ***[CUADRO 3]***.
De acuerdo a las categorías de IAWA Committee (1989), el 50 % del material estudiado posee vasos con diámetros que lo ubican en la categoría II (50-100 µm), 45 % en la categoría III (100-200 µm) y 5 % en la IV (> 200 µm). Por lo general, los menores valores basados en promedio absoluto y en la prueba de Tukey (α = 0,05) los muestran representantes de las familias Annonaceae, Caryocaraceae, Malpighiaceae (*Blephandra hypoleuca*), Melastomataceae (*Henriettea ramiflora*) y Rubiaceae (*Psychotria berteriana, Remijia densiflora*).

h) ***Diámetro de punteaduras:*** el tamaño de punteaduras mostró una amplia variación entre las especies estudiadas ***[CUADRO 3]*** y se encontraron representantes en las diferentes categorías establecidas por IAWA Committee (1989). El mayor porcentaje se encontró en el grupo de punteaduras pequeñas (Categoría II, 4-7



[FIGURA 5] Células radiales perforadas en: **[A]** *Byrsonima chalcophylla*, **[B]** *B. crassifolia*, **[C]** *Calycophyllum venezuelense*, **[D]** *Landenbergia lambertiana*. (Barra = 50 µm).

µm) con 42,5 %, seguido de las diminutas (I, < 4 µm) con 27, 5 %; dentro de la categoría de punteaduras medianas (III, 7-10 µm) se ubicó el 15 % del material estudiado y la menor proporción correspondió a punteaduras grandes (IV, > 10 µm) con 10 %. El 5 % restante está representado por las dos especies con punteaduras escalariformes (*Clusia* spp. y *Piper obliqum*) y las cuales no se incluyen en las categorías de tamaño ya que dicha dimensión, de acuerdo a IAWA Committee (1989), no se determina en especies con este tipo de punteaduras.

i) ***Longitud de elementos de los vasos [CUADRO 4]:*** el 75 % del material estudiado presentó elementos de los vasos de longitud intermedia de acuerdo a los criterios de IAWA Committee (1989) (Categoría II, 350-800 µm), 15 % corresponden a elementos de los vasos cortos (< 350 µm) y 10 % se ubican en la categoría de largos (> 800 µm). La categoría de menor longitud de elementos de los vasos estuvo representada

CUADRO 4. Índice de agrupamiento de vasos (IVg) y longitud de elementos de los vasos (LEV) para las especies estudiadas (mínimo, promedio, desviación, máximo, número de mediciones, coeficiente de variación).

FAMILIA	ESPECIE	IVG	LEV (µm)
Annonaceae	*Duguetia decurrens*	(1,29-) 1,562^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,169 (-1,70) n = 5; CV = 10,82 %	(160-) 380,6^{b,c,d,e,f} ± 111,1 (-560) n = 25; CV = 29,19 %
Calophyllaceae	*Mahurea exstipulata*	(1,24-) 1,414^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,209 (-1,67) n = 5; CV = 14,78 %	(41-) 730^{k,l,m} ± 221,59 (-1190) n = 25; CV = 30,35 %
Caryocaraceae	*Caryocar gracile*	(1,54-) 1,702^{f,g,h,i,j,k} ± 0,275 (-2,19) n = 5; CV = 16,16 %	(150-) 333,4^{a,b,c} ± 84,59 (-480) n = 25; CV = 25,37 %
Clusiaceae	*Clusia* spp.	(1-) 1,373^{a,b,c,d,e,f} ± 0,116 (-1,36) n = 15; CV = 8,45 %	(380-) 835,74^{m,n} ± 222,55 (-1450) n = 74; CV = 26,63 %
Euphroniaceae	*Euphronia guianensis*	(1-) 1,06^{a,b,c,d} ± 0,546 (-1,15) n = 10; CV = 51,51 %	(220-) 429,1^{b,c,d,e,f,g,h} ± 135,16 (-710) n = 50; CV = 31,5 %
Fabaceae (Caesalpinioideae)	*Tachigali* sp.	(1,31-) 1,736^{g,h,i,j,k} ± 0,343 (-2,14) n = 5; CV = 19,76 %	(140-) 283,6^{a,b} ± 73,29 (-470) n = 25; CV = 25,84 %
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema jupunba*	(1-) 1,25^{a,b,c,d,e,f,g} ± 0,219 (-1,58) n = 5; CV = 17,52 %	(350-) 510,26^{f,g,h,i} ± 108,02 (-720) n = 19; CV = 21,17 %
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema commutata*	(1,08-) 1,37^{a,b,c,d,e,f,g,h,i} ± 0,245 (-1,63) n = 5; CV =	(250-) 372,4^{b,c,d,e,f} ± 64,19 (-490) n = 25; CV = 17,24 %
Goupiaceae	*Goupia glabra*	(1-) 1,044^{a,b,c} ± 0,044 (-1,1) n = 5; CV = 4,21 %	(560-) 926,75^{n,o} ± 175,66 (-1220) n = 20; CV = 18,95 %
Humiriaceae	*Humiria balsamifera* var. *floribunda*	(1,05-) 1,084^{a,b,c,d,e} ± 0,022 (-1,11) n = 5; CV = 2,03 %	(535-) 848,48^{m,n} ± 181,37 (-1140) n = 23; CV = 21,38 %
Hypericaceae	*Vismia macrophylla*	(1-) 1^{a} ± 0,0 (-1) n = 5; CV = 0,0 %	(255-) 415,8^{b,c,d,e,f,g} ± 84,24 (-590) n = 25; CV = 20,26 %
Hypericaceae	*Vismia* spp.	(1-) 1,125^{a,b,c,d,e} ± 0,075 (-1,28) n = 15; CV = 6,67 %	(225-) 416,27^{b,c,d,e,f,g} ± 141,54 (-840) n = 75; CV = 34,01 %
Icacinaceae	*Emmotum conjunctum*	(1-) 1,02^{a,b} ± 0,029 (-1,07) n = 5; CV = 2,84 %	(670-) 1010,2^{o} ± 232,45 (-1545) n = 25; CV = 23,01 %
Lauraceae	*Ocotea guianensis*	(1,23-) 1,59^{b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,274 (-1,93) n = 5; CV = 17,23 %	(320-) 568,2^{h,i,j} ± 124,86 (-730) n = 25; CV = 21,97 %
Malpighiaceae	*Blepharandra hypoleuca*	(1,66-) 2,248^{k,l} ± 0,340 (-2,51) n = 5; CV = 15,12 %	(265-) 426,4^{b,c,d,e,f,g,h} ± 91,57 (-670) n = 25; CV = 21,47 %
Malpighiaceae	*Byrsonima chalcophylla*	(1,53-) 1,754^{g,h,i,j,k} ± 0,196 (-2,04) n = 5; CV = 11,17 %	(360-) 670,4^{j,k,l} ± 141,87 (-905) n = 25; CV = 21,16 %
Malpighiaceae	*Byrsonima crassifolia*	(1,46-) 1,57^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,077 (-1,67) n = 5; CV = 4,9 %	(375-) 499,8^{d,e,f,g,h,i} ± 100,53 (-760) n = 25; CV = 20,11 %
Malpighiaceae	*Byrsonima stipulacea*	(1,29-) 1,401^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,092 (-1,61) n = 10; CV = 6,57 %	(295-) 517,1^{f,g,h,i} ± 143,08 (-890) n = 50; CV = 27,67 %
Malvaceae	*Apeiba aspera*	(1,25-) 1,606^{c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,282 (-2) n = 5; CV = 17,56 %	(280-) 444^{c,d,e,f,g,h,i} ± 63,21 (-555) n = 25; CV = 14,24 %
Malvaceae	*Pachira minor*	(1,26) 1,462^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,147 (-1,63) n = 5; CV = 10,05 %	(380-) 541,2^{g,h,i,j} ± 72,4 (-715) n = 25; CV = 13,38 %
Melastomataceae	*Henriettea ramiflora*	(1,36-) 1,628^{d,e,f,g,h,i,j} ± 0,264 (-2,07) n = 5; CV = 16,22 %	(290-) 556,6^{g,h,l,j} ± 165,67 (-935) n = 25; CV = 29,77 %

FAMILIA	ESPECIE	IVG	LEV (µm)
Melastomataceae	*Miconia mirabilis*	(1,72-) 1,843^{h,i,j,k,l} ± 0,181 (-2,31) n = 15; CV = 9,82 %	(255-) 552,8^{g,h,i,j} ± 174,51 (-1050) n = 75; CV = 31,57 %
Melastomataceae	*Miconia superba*	(1,4-) 1,502^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,099 (-1,62) n = 5; CV = 6,59 %	(350-) 583,8^{i,j,k} ± 151,33 (-890) n = 25; CV = 25,92 %
Moraceae	*Ficus americana*	(1,13-) 1,728^{g,h,i,j,k} ± 0,503 (-2,5) n = 5; CV = 29,11 %	(195-) 339,8^{a,b,c,d} ± 55,87 (-420) n = 25; CV = 16,44 %
Piperaceae	*Piper hispidum*	(1-) 1,1^{a,b,c,d,e} ± 0,149 (-1,36) n = 5; CV = 13,54 %	(155-) 222^{a} ± 46,28 (-335) n = 25; CV = 20,85 %
Piperaceae	*Piper obliquum*	(1,43-) 1,946^{j,k,l} ± 0,64 (-3,41) n = 10; CV = 32,89 %	(280-) 550,5^{g,h,i,j} ± 101,74 (-750) n = 50; CV = 18,48 %
Rosaceae	*Prunus wurdackii*	(1,74-) 1,922^{i,j,k,l} ± 0,215 (-2,26) n = 5; CV = 11,19 %	(225-) 351,6^{a,b,c,d,e} ± 65,22 (-450) n = 25; CV = 18,55 %
Rosaceae	*Prunus* sp.	(1,49-) 1,738^{g,h,i,j,k} ± 0,154 (-1,89) n = 5; CV = 8,86 %	(215-) 378^{b,c,d,e,f} ± 104,8 (-680) n = 25; CV = 27,72 %
Rubiaceae	*Calycophyllum venezuelense*	(1,26-) 1,65^{e,f,g,h,i,j} ± 0,362 (-2,07) n = 5; CV = 21,94 %	(420-) 677,2^{j,k,l} ± 147,24 (-930) n = 25; CV = 21,74 %
Rubiaceae	*Cosmibuena grandiflora*	(1,26-) 1,51^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,196 (-1,94) n = 10; CV = 12,98 %	(320-) 566,8^{h,i,j} ± 173,41 (-1170) n = 50; CV = 30,59 %
Rubiaceae	*Isertia hypoleuca*	(1,02-) 1,138^{a,b,c,d,e,f} ± 0,105 (-1,28) n = 5; CV = 9,23 %	(270-) 751^{l,m} ± 201,76 (-1240) n = 25; CV = 26,87 %
Rubiaceae	*Ladenbergia lambertiana*	(1-) 1,024^{a,b} ± 0,043 (-1,1) n = 5; CV = 4,2 %	(330-) 584,8^{i,j,k} ± 151,8 (-1000) n = 25; CV = 25,96 %
Rubiaceae	*Psychotria berteriana*	(1,48-) 1,782^{g,h,i,j,k,l} ± 0,216 (-2,03) n = 5; CV = 12,12 %	(330-) 729,2^{k,l,m} ± 182,05 (-1000) n = 25; CV = 24,97 %
Rubiaceae	*Remijia densiflora*	(1,16-) 1,214^{a,b,c,d,e,f,g} ± 0,049 (-1,28) n = 5; CV = 4,04 %	(455-) 719,2^{k,l,m} ± 167,27 (-1120) n = 25; CV = 23,26 %
Salicaceae	*Banara arguta*	(1,97-) 2,332^{l} ± 0,387 (-2,78) n = 5; CV = 16,59 %	(310-) 534^{g,h,i,j} ± 154,78 (-890) n = 25; CV = 28,98 %
Simaroubaceae	*Simarouba amara*	(1,64-) 1,938^{i,j,k,l} ± 0,348 (-2,5) n = 5; CV = 17,96 %	(225-) 348^{a,b,c,d} ± 62,23 (-460) n = 25; CV = 17,88 %
Urticaceae	*Cecropia angulata*	(1,25-) 1,616^{d,e,f,g,h,i,j} ± 0,306 (-2) n = 5; CV = 18,94 %	(330-) 486,6^{d,e,f,g,h,i} ± 90,2 (-680) n = 25; CV = 18,54 %
Urticaceae	*Coussapoa asperifolia*	(1-) 1,389^{a,b,c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,278 (-2) n 0 10; CV = 20,01 %	(160-) 341,33^{a,b,c,d} ± 80,12 (-460) n = 45; CV = 23,47 %
Vochysiaceae	*Qualea schomburgkiana*	(1,44-) 1,598^{c,d,e,f,g,h,i,j} ± 0,122 (-1,77) n = 5; CV = 7,63 %	(300-) 516,4^{f,g,h,i} ± 134,89 (-825) n = 25; CV = 26,12 %
Vochysiaceae	*Vochysia* sp.	(1-) 1,34^{a,b,c,d,e,f,g,h} ± 0,264 (-1,6) n = 5; CV = 19,7 %	(260-) 463,42^{c,d,e,f,g,h,i} ± 113 (-670) n = 19; CV = 24,38 %

NOTA: letras diferentes en el promedio representan grupos estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey (α= 0,05).

taxonómicamente por las familias Piperaceae, Caryocaraceae, Fabaceae (Caesalpinoideae), Moraceae, Urticaceae y Simaroubaceae; mientras que las mayores longitudes correspondieron a Clusiaceae, Goupiaceae, Humiriaceae e Icacinaceae. Es importante resaltar que las mayores longitudes de elementos de los vasos coincidieron con placas de perforación múltiples.

j) ***Indice de agrupamiento de vasos (IVg):*** el valor del IVg mostró una amplia variación, oscilando entre un mínimo de 1,0 (*Vismia macrophylla*) y un máximo de 2,33 (*Banara arguta*) **[CUADRO 4]**. En general, *Vismia macrophylla*, *Emmotum conjunctum*, *Landenbergia lambertiana*, *Goupia glabra*, *Euphronia guianensis* y *Humiria balsamifera* var. *floribunda* presentaron IVg que las puede calificar como maderas de vasos exclusivamente solitarios.

CUADRO 5. Índices de vulnerabilidad y mesomorfía. Valor absoluto y categoría según clasificación de León (2005).

FAMILIA	ESPECIE	IV	CATEGORÍA	IM	CATEGORÍA
Annonaceae	*Duguetia decurrens*	2,25	II	856,35	III
Calophyllaceae	*Mahurea exstipulata*	1,98	II	1445,4	IV
Caryocaraceae	*Caryocar gracile*	0,84	I	280,06	II
Clusiaceae	*Clusia* spp.	14,8	III	12368,95	V
Euphroniaceae	*Euphronia guianensis*	8,44	II	3621,6	IV
Fabaceae (Caesalpinioideae)	*Tachigali* sp.	18,65	III	5289,14	IV
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema jupunba*	47,3	V	24135,3	VI
Fabaceae (Mimosoideae)	*Abarema commutata*	29,12	IV	10874,08	V
Goupiaceae	*Goupia glabra*	19,09	III	8424,16	IV
Humiriaceae	*Humiria balsamifera* var. *floribunda*	2,8	II	2375,74	IV
Hypericaceae	*Vismia macrophylla*	25,73	IV	10698,53	V
Hypericaceae	*Vismia* spp.	11,07	III	4608,11	IV
Icacinaceae	*Emmotum conjunctum*	3,61	II	3646,82	IV
Lauraceae	*Ocotea guianensis*	15,64	III	8886,65	IV
Malpighiaceae	*Blepharandra hypoleuca*	0,76	I	324,06	II
Malpighiaceae	*Byrsonima chalcophylla*	2,3	II	1541,92	IV
Malpighiaceae	*Byrsonima crassifolia*	4,37	II	2184,13	IV
Malpighiaceae	*Byrsonima stipulacea*	1,41	II	729,11	III
Malvaceae	*Apeiba aspera*	26,16	IV	11615,04	V

k) *Indices de vulnerabilidad (Iv) y mesomorfía (Im):* los valores de Iv oscilaron entre 0,76 (*Blephandra hypoleuca*) y 69,53 (*Vochysia* sp.). Tomando como referencia, las categorías indicadas por León (2005), el 50 % de las especies mostraron Iv de categoría II (1-10). Las categorías con menos representantes fueron la I (< 1) y V (40-70) con 7,5 % de las especies estudiadas en cada categoría. No se encontró representantes en las categorías V, VI y VII.

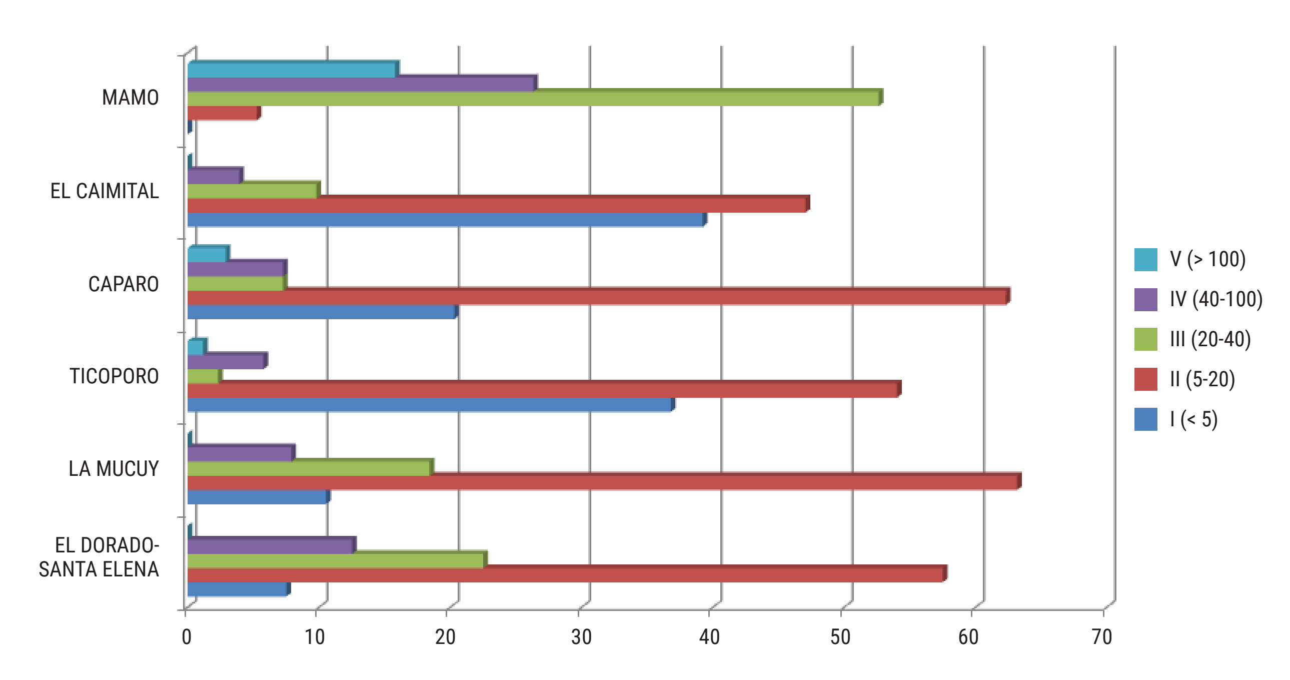
Con respecto al Im, el mínimo observado correspondió a *Caryocar gracile* (Im = 280,06) y el máximo a *Cecropia angulata* (Im = 32733,58) *[CUADRO 5]*. De acuerdo a lo propuesto por Carlquist (1977), el Iv indica que sólo tres especies manifestaron un comportamiento xeromórfico (*Blephandra hypoleuca, Caryocar gracile, Remijia densiflora*); mientras que el Im indica que todas las especies son de comportamiento mesomórfico.

FAMILIA	ESPECIE	IV	CATEGORÍA	IM	CATEGORÍA
Malvaceae	*Pachira minor*	6,69	II	3620,63	IV
Melastomataceae	*Henriettea ramiflora*	2,52	II	1402,63	IV
Melastomataceae	*Miconia mirabilis*	6,31	II	3488,17	IV
Melastomataceae	*Miconia superba*	10,76	III	6281,69	IV
Moraceae	*Ficus americana*	27,04	IV	9188,19	IV
Piperaceae	*Piper hispidum*	18,53	III	4113,66	IV
Piperaceae	*Piper obliquum*	3,71	II	2042,35	IV
Rosaceae	*Prunus wurdackii*	5,21	II	1831,84	IV
Rosaceae	*Prunus* sp.	3,78	II	1428,84	IV
Rubiaceae	*Calycophyllum venezuelense*	2,31	II	1564,33	IV
Rubiaceae	*Cosmibuena grandiflora*	6,04	II	3423,47	IV
Rubiaceae	*Isertia hypoleuca*	3,42	II	2568,42	IV
Rubiaceae	*Ladenbergia lambertiana*	4,58	II	2678,38	IV
Rubiaceae	*Psychotria berteriana*	1,65	II	1203,18	IV
Rubiaceae	*Remijia densiflora*	0,98	I	704,82	III
Salicaceae	*Banara arguta*	1,38	II	736,92	III
Simaroubaceae	*Simarouba amara*	18,34	III	6382,32	IV
Urticaceae	*Cecropia angulata*	67,27	V	32733,58	VI
Urticaceae	*Coussapoa asperifolia*	25,69	IV	8768,77	IV
Vochysiaceae	*Qualea schomburgkiana*	17,51	III	9042,16	IV
Vochysiaceae	*Vochysia* sp.	69,53	V	32221,59	VI

DISCUSIÓN

En líneas generales, las especies estudiadas se caracterizaron por poseer vasos cuyas características cualitativas predominantes fueron porosidad difusa, placas de perforación simples y punteaduras alternas. En una baja proporción de especies se presentaron elementos complementarios de conducción en forma de traqueidas vasicéntricas y células radiales perforadas. Desde el punto de vista cuantitativo, el 80 % de las especies presentó frecuencias de vasos distribuidas en las categorías II (5-20 vasos/mm^2, 57,5 %) y III (20-40 vasos/mm^2, 22,5 %) de IAWA Committee (1989). Con respecto al diámetro de los vasos, el 95 % de las especies presentaron vasos pequeños (50-100 µm) a medianos (100-200 µm) y en ningún caso se encontraron vasos muy pequeños (< 50 µm). Las punteaduras intervasculares más comunes fueron las diminutas a pequeñas, estando representadas por un 70 % de las especies estudiadas. Con relación a la longitud de elementos de los vasos, se ubicaron principalmente en la categoría de medianos. Barros *et al*. (2006) señalan que las tendencias ecológicas para especies de tierras bajas tropicales tienden a orientarse hacia el desarrollo de una alta proporción de placas de perforación simples y una baja proporción de elementos de los vasos largos, tal como se encontró en el presente estudio: 80 % de especies con placas simples y 10 % con elementos de vasos con longitud > 800 µm. Los caracteres observados indican una tendencia a desarrollar sistema de conducción orientado hacia la eficiencia en la movilización de agua y sales minerales, pero vulnerables al stress hídrico. Baas *et al*. (1983), Carlquist & Hoekman (1985), Carlquist (1988) y Montaño-Arias *et al*. (2013) indican que a medida que aumenta el diámetro de los vasos se garantiza mayor eficiencia en la conducción; mientras que diámetros reducidos y alta frecuencia de vasos son elementos que indican seguridad en la conducción y alta resistencia al stress hídrico. El índice de vulnerabilidad (Iv), de acuerdo al criterio establecido por Carlquist (1977), indica que sólo tres especies representan un comportamiento de tipo xeromórfico (Iv < 1). Según Scholz *et al*. (2013), un comportamiento verdaderamente mesomórfico es el representado por Iv > 3 y según ese criterio, doce especies manifiestan comportamientos con tendencia a xeromorfismo. Por otra parte, los valores del índice de mesomorfía (Im) muestran un comportamiento claramente mesomórfico (Im > 200) de acuerdo a lo establecido por Carlquist (1977). Es importante señalar que muchos estudios prestan atención al Iv pero dan poca confiabilidad al Im y no lo incluyen entre los parámetros representativos del comportamiento en conducción. La principal razón es que el Im toma como base para el cálculo la longitud de elementos de los vasos, carácter que está fuertemente determinado por aspectos evolutivos observándose una tendencia a disminuir la longitud de elementos de los vasos a medida que aumenta el grado de especialización. Este índice podría ser representativo para estudios comparativos del comportamiento de una misma especie que crece en zonas diferentes.

En comparación con lo encontrado en otras zonas de vida en Venezuela, las mayores semejanzas en frecuencia de vasos *[FIGURA 6]* se presentan con el bosque húmedo premontano de La Mucuy (Pérez 1989), donde el 81,58 % de las especies se distribuyeron en las categorías II (5-20 vasos/mm^2) y III (20-



[FIGURA 6] Gráfico comparativo de frecuencia de vasos entre diferentes zonas de vida de Venezuela.

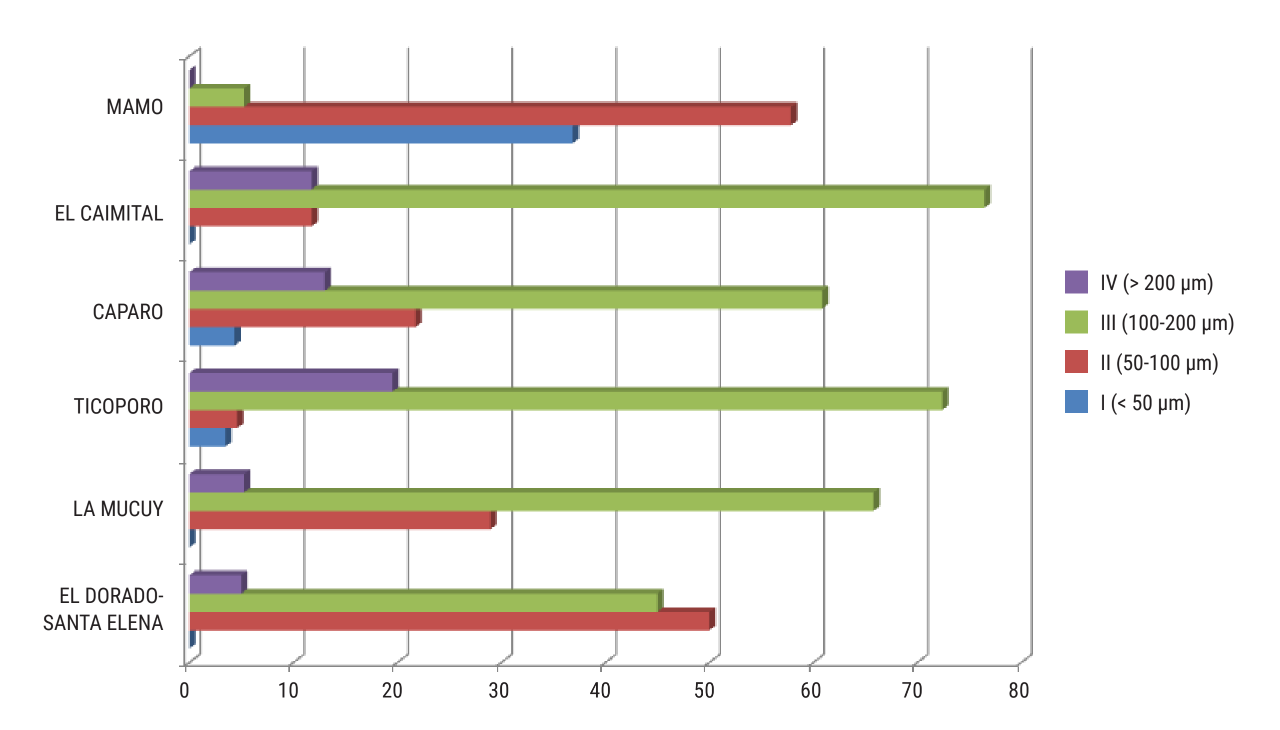
40 vasos/mm²); mientras que en el presente estudio, el 80 % de las especies se ubicaron en las categorías mencionadas. León (2013) presenta un estudio realizado en bosque húmedo tropical de Ticoporo (estado Barinas) y encontró similitud en el sentido que las mayores frecuencias de vasos se presentaron en la categoría II, pero se observan notables diferencias con respecto a la proporción de especies con menos de 5 vasos/mm². En el caso de Ticoporo la proporción alcanzó valores de 36,78 % y en el presente estudio fue de 7,5 %; mientras que los valores superiores a 20 vasos/mm² no llegaron al 10 % en Ticoporo mientras que en el presente estudio asciende a 35 %. Similar comportamiento se encuentra al comparar la zona de estudio con Caparo (León, 2014), área de transición entre bosque seco y húmedo tropical, y El Caimital (León, 2005), zona correspondiente a bosque seco tropical. Con relación al bosque muy seco tropical de Mamo (Lindorf, 1994) si se observan notables diferencias, encontrándose que cerca del 95 % de las especies se encuentran en las categorías III, IV y V de IAWA Committee (1989).

Con respecto al diámetro de los vasos, se observa una alta proporción de especies (50 %) en la categoría de vasos pequeños (50-100 µm), lo cual difiere notablemente del bosque húmedo tropical de Ticoporo (León, 2013) y la transición de seco a húmedo tropical de Caparo (León, 2014) y el seco tropical de El Caimital (León, 2005). En relación a lo reportado por Lindorf (1994) para el bosque muy seco tropical de Mamo, se encontró similitud en la proporción de vasos que se ubican en la categoría de pequeños,

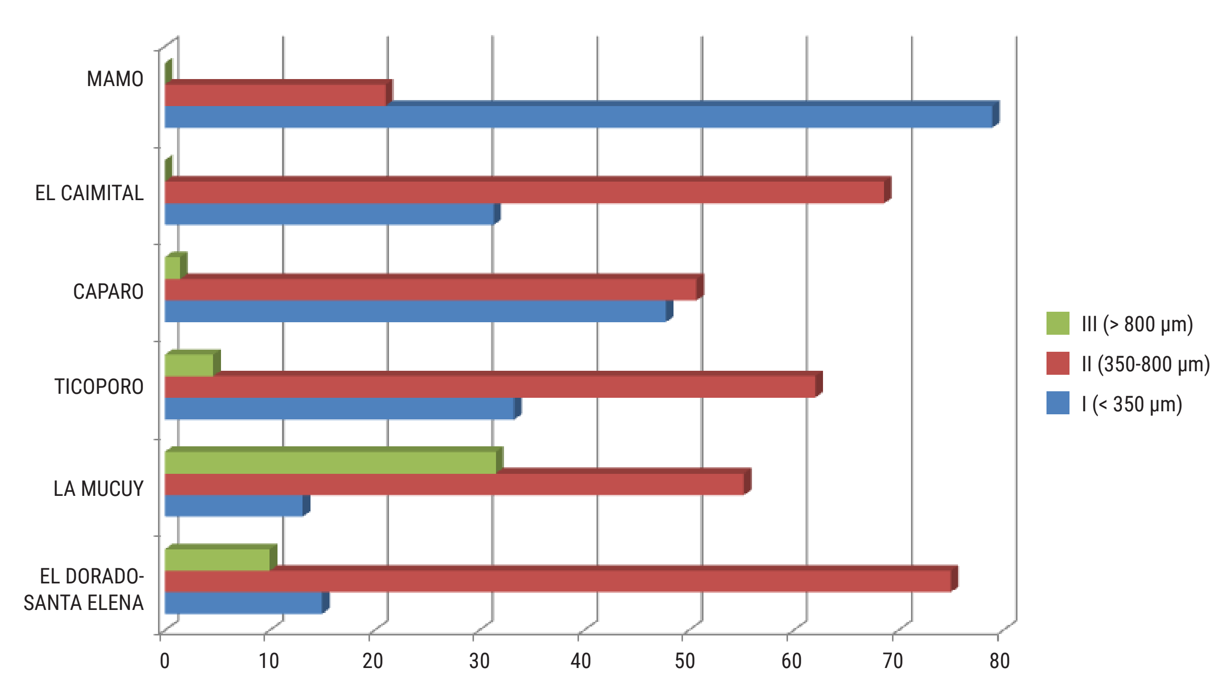
pero una notable diferencia en la alta proporción de vasos (36,85 %) muy pequeños en bosque muy seco tropical *[FIGURA 7]*.

El diámetro de las punteaduras difiere a lo encontrado por León (2005) para bosque seco tropical y León (2014) para la zona de transición entre bosque seco y húmedo tropical, especialmente en lo que corresponde a la alta proporción de especies (27,5 %) con punteaduras diminutas, pero mantiene similitud en que las mayores proporciones se ubican en la categoría de punteaduras pequeñas. Para otras zonas de vida, no se tienen reportes acerca del comportamiento del tamaño de las punteaduras. Con relación a la longitud de elementos de los vasos, la proporción de especies (75 %) ubicadas en la categoría II de IAWA Committee (1989), supera a la reportada para otras zonas de vida de Venezuela y los valores más cercanos son los reportados por León (2005) para el bosque seco tropical (68,63 %) y León (2013) para bosque húmedo tropical (62,07 %). En general, para las diferentes zonas de vidas estudiadas en el país (León, 2014, 2013, 2005; Pérez, 1989), las mayores proporciones se concentran en la categoría antes mencionada, con la excepción del bosque muy seco tropical (Lindorf, 1994) donde hay una mayor tendencia a desarrollar elementos vasculares cortos (< 350 µm) para garantizar mayor seguridad en la movilización de líquidos *[FIGURA 8]*.

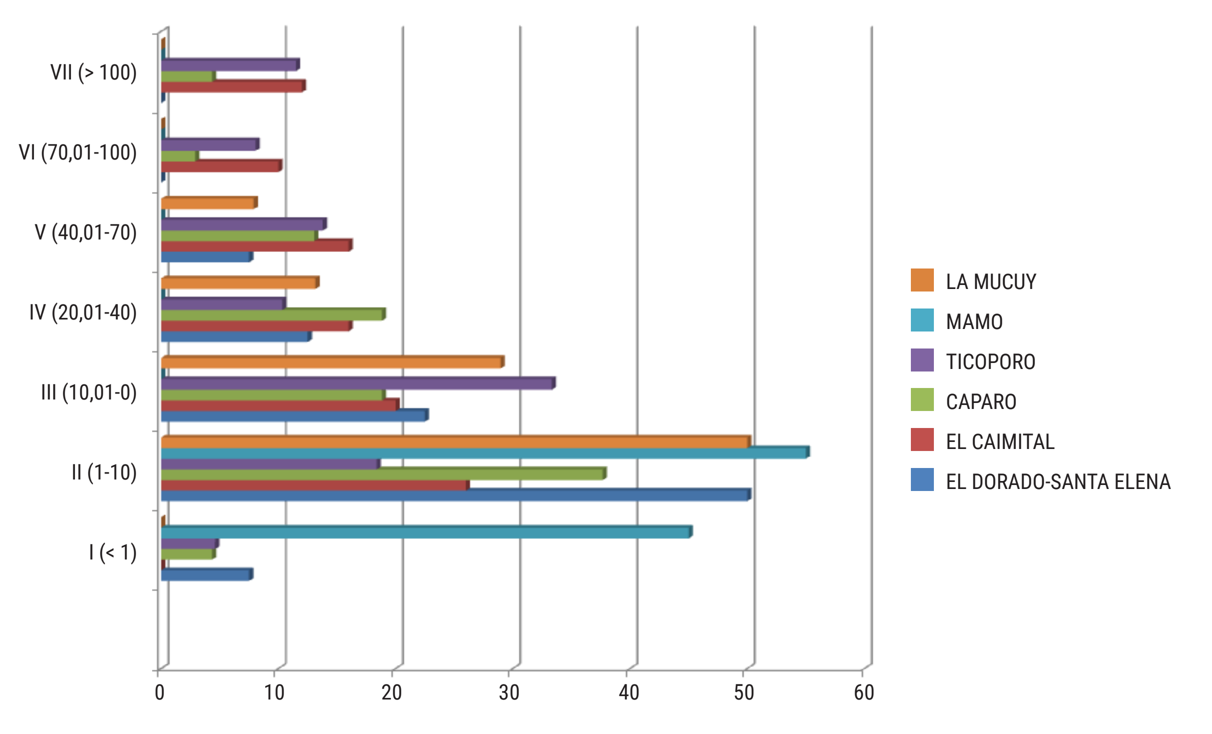
Al establecer comparaciones de comportamiento de Iv con otras zonas de vida *[FIGURA 9]*, las mayores similitudes se presentan con bosque húmedo premontano (selva nublada) de La Mucuy (Pérez, 1989) donde se observa coincidencia con el



[FIGURA 7] Gráfico comparativo de diámetro de vasos entre diferentes zonas de vida de Venezuela.



[FIGURA 8] Gráfico comparativo de longitud de elementos de los vasos entre diferentes zonas de vida de Venezuela.

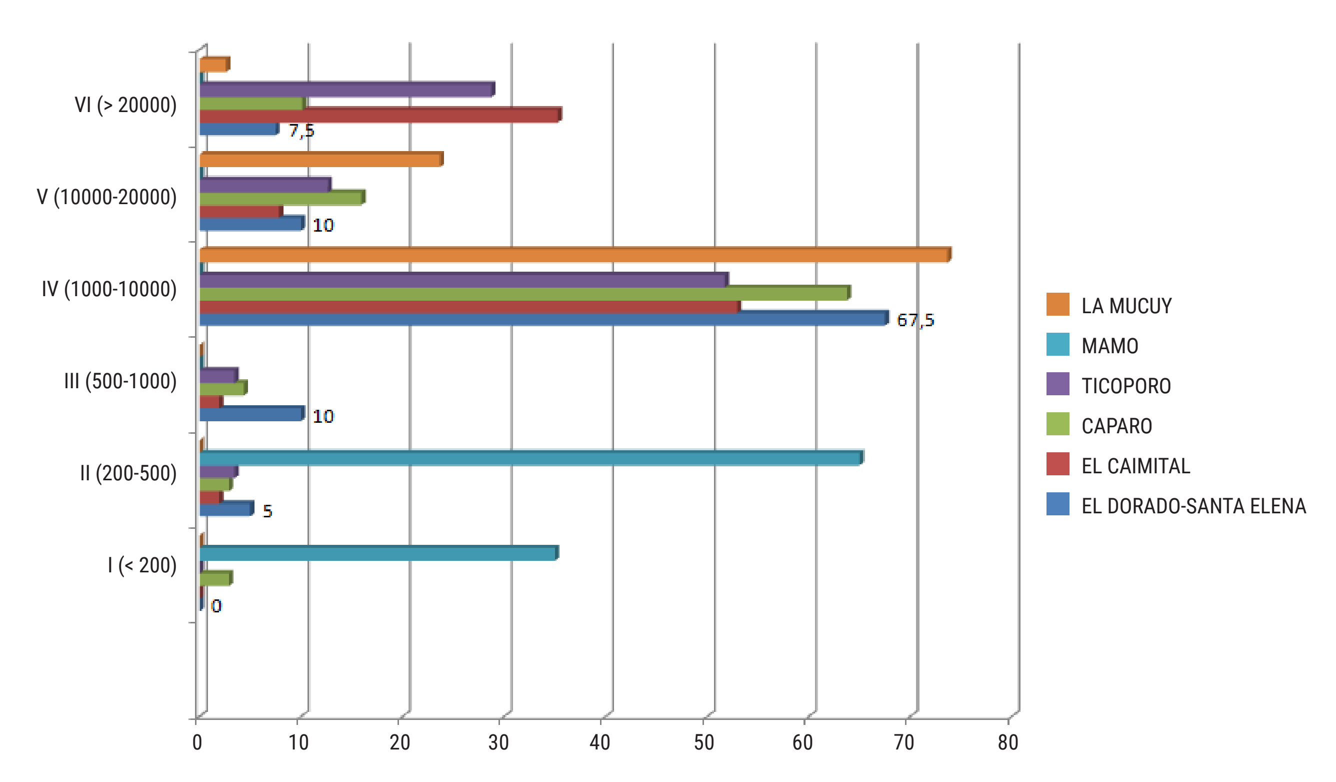


[FIGURA 9] Gráfico comparativo de categorías de índices de vulnerabilidad entre diferentes zonas de vida de Venezuela.

porcentaje de especies con Iv de categoría II (1-10) para luego disminuir progresivamente y no presentarse ninguna especie con valores de Iv > 100. Parra (2010) también trabajó en una zona de vida similar con especies de la familia Lauraceae y encontró resultados similares. Respeto a bosque seco tropical (León 2005), transición de seco a húmedo tropical (León, 2014) y húmedo tropical (León, 2013), en estas zonas de vida hay una mayor variedad en cuanto a los valores de Iv y su distribución en las categorías establecidas por León (2005), observándose especies con Iv > 100. Tanto en el bosque seco tropical como en la transición de seco a húmedo tropical, existió coincidencia en el sentido que la mayor proporción de especies se ubicaron en la categoría II pero sin alcanzar los valores encontrados en el presente estudio. Con respecto al bosque muy seco tropical (Lindorf, 1994) si se encontraron notables diferencias en el sentido que el 100 % de las especies se ubican con valores de Iv < 10 (Categorías I y II) ***[FIGURA 9]***.

Los valores de Im muestran similitud con lo reportado por León (2014, 2013, 2005) y Pérez (1989) para bosque seco tropical, transición seco a húmedo tropical, húmedo tropical y selva nublada o húmedo premontano respectivamente. La similitud se manifiesta en el sentido que la mayor concentración de especies en valores de Im de 1000-10000 (categoría IV). La principal diferencia radica en lo encontrado por Pérez (1989) donde no se encontraron valores de Im < 1000; mientras que en las otras zonas de vida se encontraron representantes en las diferentes categorías por debajo de ese valor. En el caso del bosque muy seco tropical (Lindorf, 1994) si se manifiesta un comportamiento claramente diferente y el 100 % de las especies presentan Im < 500 ***[FIGURA 10]***.

La presencia de traqueidas vasicéntricas y células radiales perforadas, como elementos complementarios de conducción, se presentaron en un grupo reducido de especies (15 % del total estudiado para cada carácter). Es importante mencionar que las especies con células radiales perforadas (*Blephandra hypoleuca, Byrsonima chalcophylla, Calycophyllum venezuelense, Cosmibuena grandiflora, Landenbergia lambertiana, Psychotria berteriana*) se caracterizaron por presentar bajos valores de índice de vulnerabilidad, los cuales oscilaron entre 0,76 y 6,04. Por el contrario, en el caso de las especies con traqueidas vasicéntricas (*Goupia glabra, Humiria balsamifera* var. *floribunda, Isertia hypoleuca, Landenbergia lambertiana, Vismia macrophylla, Vismia* spp.) se observó una mayor variación del índice de vulnerabilidad, oscilando entre 2,8 y 25,73. La coincidencia de células radiales perforadas con bajos índices de vulnerabilidad podría interpretarse como una estrategia adaptativa que desarrollan algunas especies para garantizar seguridad en la conducción y cuya tendencia podría dirigirse, bajo ciertas condiciones, a casos donde se tiende a xeromorfismo. Sin embargo, no se tienen estudios donde se establezca relación entre la presencia de este tipo de células y las características del medio donde se desarrolla la planta.



[FIGURA 10] Gráfico comparativo de categorías de índices de mesomorfía entre diferentes zonas de vida de Venezuela.

AGRADECIMIENTO

Un agradecimiento sincero al Ingeniero Forestal Dimás Hernández, del Laboratorio de Fotogrametría y Sensores Remotos de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (Universidad de Los Andes) por la elaboración del mapa de ubicación geográfica del área de estudio. Al Ingeniero Agrónomo Julio C. Maldonado R. por la preparación del material de estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

APG. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.

ARAQUE, O. & L. GÁMEZ. 2004. Anatomía foliar y xilemática de *Ochoteranea colombiana* Barkley. *Rev. Forest. Venez.* 49: 102-110.

ARAQUE, A. & W. LEÓN H. 2006. Anatomía comparada del leño de *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae) que crece en zonas de banco y bajío en la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Rev. Forest. Venez.* 50: 9-17.

BAAS, P. & S. CARLQUIST. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *IAWA Bull.* n.s. 6: 349-353.

BAAS, P., E. WERKER & A. FAHN. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull.* n.s. 4: 141-160.
CARLQUIST, S. 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer Verlag Series. New York. 436 p.
CARLQUIST, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J . Bot*. 64: 887-896.
CARLQUIST, S. & D. HOEKMAN. 1985. Ecological Wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bull.* n.s. 6: 319-347.
EWELL, J., A. MADRIZ & J. TOSI. 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. 2da edición. Caracas, Venezuela. 270 p.
FRANCO, M. 2012. Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), cuenca del río Paraná, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat*. 14: 307-324.
GÁMEZ, L. 2013. Estudio ecoanatómico de cuatro especies arbóreas de Malvaceae en la Estación Experimental Caparo, estado Barinas (Venezuela). *Pittieria* 37: 41-51.
IAWA Committee. 1989. IAWA List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n.s. 10: 219-332.
LENS, F., J. SPERRY, M. CHRISTMAN, B. CHOAT, D. RABAEY & S. JANSEN. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus ***Acer***. *New Phytologyst* 190: 709-723.
LEÓN H., W. 2014. Elementos xilemáticos de conducción en 69 especies leñosas de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 37: 91-121.
LEÓN H., W. 2013. Ecoanatomía de la madera de un bosque húmedo tropical de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Rev. Forest. Venez.* 57: 115-129.
LEÓN H., W. 2005. Anatomía ecológica de un bosque seco tropical. *Acta Bot. Venez*. 28: 257-274.
LEÓN H., W. 2002. Anatomía xilemática del tronco de *Pereskia guamacho* (Cactaceae) procedente del estado Mérida-Venezuela. *Pittieria* 31: 41-49.
LEÓN H., W. 2001. Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en mangles de Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 45: 191-203.
LINDORF, H. 1997. Wood and leaf anatomy in *Sessea corymbiflora* from an ecological perspective. *IAWA J.* 18: 157-168.
LINDORF, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA J.* 15: 361-376.

LONGUI, E., D. ROMERO, L. TESTONI, O. TADEU DE AGUIAR, R. FILHO, I. DE LIMA & B. FLORSHEIM. 2012. Water deficits affects wood vessels of *Croton floribundus* Spreng.in different vegetation types, Sao Paulo state, Brazil. *Hoehnea* 39: 113-123.

MEDINA, A., M. RAZQUIN & I. ANDÍA. 2013. Estrategia conductiva del leño de ***Nothofagus alpina*** (Nothofagaceae). Cuenca Lacar, Neuquén, Argentina. *Bosque* 34: 81-88.

MOGLIA, J., D. GONZÁLEZ & V. SÁNCHEZ. 2012. Anatomía del leño y dendrología del quebracho lagunero *Aspidosperma triternatum* (Apocynaceae). *Bol. Soc. Arg. Bot*. 47: 15-22.

MONTAÑO-ARIAS, S., S. CAMARGO-RICALDE & C. PÉREZ-OLVERA. 2013. Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Bot. Sc*. 91: 1-10.

PARRA, J. 2010. Determinación de índices de vulnerabilidad y mesomorfía en especies de laurales de la selva San Eusebio (Mérida, Venezuela). *Pittieria* 34: 13-22.

PÉREZ M., A. 1989. Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del Bosque La Mucuy, estado Mérida, Venezuela. *Rev. For. Venez*. 33: 43-51.

POLANCO, C. & D. GRANDE. 2009. Análisis ecoanatómico, evolutivo y comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosque altoandino colombiano. *Colombia Forestal* 12: 183-203.

QUINTANAR-ISAÍAS, A., G. ÁNGELES & J. ZABALA-HURTADO. 2009. Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Madera y Bosques* 15: 71-91.

REYES-SANTAMARÍA, I., T. TERRAZAS, A. BARRIENTOS & C. TREJO. 2002. Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. *Scientiae Horticulturae* 92: 97-105.

RODRÍGUEZ, J., F. ROJAS-SUÁREZ & D. GIRALDO HERNÁNDEZ. 2010. *Libro rojo de los ecosistemas terrestres de Venezuela*. Provita, Shell Venezuela, Lenovo (Venezuela). Caracas: Venezuela. 324 p.

SCHOLZ, A., M. KLEPSCH, Z. KARIMI & S. JANSEN. 2013. How to quantify conduits in wood? *Front. Plant Sci.* 4:56. doi: 10.3389/fpls.2013.00056.

VEILLON, J. P. 1989. *Los bosques naturales de Venezuela*. Oscar Todtmann Editores. 118 p.

VEILLON, J. P. 1985. El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Rev. For. Venez.* 29: 5-120.

YAMAN, B. 2008. Variation in quantitative vessel element features of *Juglans regia* wood in the western black sea region of Turkey. *Agrociencia* 42: 357-365.